BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, nº 295, mars-avril 1975, Zoologie 205

La musculature du pédoncule caudal chez les Mormyriformes et ses relations avec les baguettes carénales ou osselets de Gemminger

par Yseult Le Danois *

Résumé. — La musculature du pédoncule caudal des Mormyriformes, par suite de la présence des organes électriques, montre une séparation entre les muscles propres à la nageoire caudale et les grands muscles latéraux dont ils sont issus. La liaison entre ces deux groupes myologiques est assurée par des tendons superficiels et les osselets de Gemminger, remplaçant les muscles infra- et supra-carénaux postérieurs, dont ils représentent peut-être une forme ossifiée.

Le pédoncule caudal des espèces de l'ordre des Mormyriformes est très allongé et rigide. C'est à cet endroit du corps que se situent les organes électriques, dérivés des éléments musculaires habituellement présents dans la queue des Poissons.

De chaque côté du pédoncule caudal de la plupart des formes de cet ordre s'allongent des os très particuliers qui contribuent à en assurer la rigidité. Ces baguettes carénales des Mormyriformes ou « osselets de Gemminger » constituent une formation osseuse unique en son genre et caractéristique de ce groupe de Poissons. Signalées en 1847 par M. Gemminger ainsi que par M. P. Erdl, puis décrites avec plus de précision en 1856 par J. Hyrtl et par J. Marcusen en 1864, elles ont enfin été particulièrement bien étudiées par L. Taverne qui les figure et les décrit dans les différents genres de la famille (1968-1973).

Nous suivons entièrement la description ostéologique donnée par cet auteur, qui ne laisse rien à ajouter. Ces osselets se présentent comme deux paires de baguettes fines et flexibles, en position supra-carénale entre la dorsale et la caudale, et infra-carénale entre l'anale et la caudale. En arrière de la nageoire dorsale, ou de l'anale chez certaines espèces, la paire de baguettes se réunit, grâce à une plaque médiane saillante, en faible relief au-dessus et au-dessous du plan des tigelles ; puis elles forment une fourche encadrant les ptérygophores supportant la nageoire. La présence de ces os particuliers semble bien être la conséquence de l'existence des organes électriques dont la masse remplit presque entièrement le pédoncule caudal des Mormyres.

Nous avons étudié la musculature de la queue de quelques représentants de cette famille : *Mormyrus rume* Cuv. Val., 1846 ; *Mormyrops deliciosus* (Leach, 1818) et *Brieno-*

* *Laboratoire de Dynamique des Populations aquatiques, Muséum national d'Histoire naturelle, 57, rue Cuvier, 75231 Paris, Cédex, 05.*

myrus (*Brevimyrus*) *niger* (Günther, 1866) (= *Gnathonemus niger* Günther), et nous avons essayé d'établir les relations de ces baguettes osseuses si particulières avec les muscles du pédoncule caudal, ce qui nous a conduit à émettre quelques hypothèses sur leur origine. Les différents genres et espèces étudiés n'offrent du reste, du point de vue myologique, que des variations relativement peu importantes et la disposition générale reste la même chez tous.

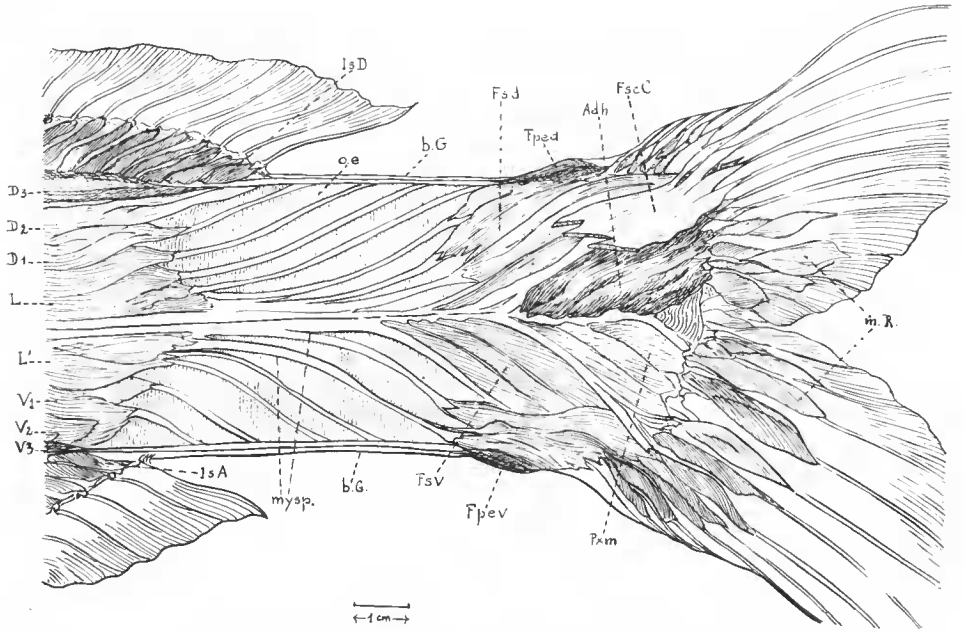

Fig. 1. — Pédoncule caudal de *Mormyrops deliciosus* (Leach). Couche superficielle.

Liste des abréviations utilisées dans les figures.

Adh : Adducteur hypochordal ; bG : baguettes carénales ou osselets de Gemminger ; D1, D2, D3 : cônes myotomiques dorsaux du grand muscle latéral ; Dp : muscle dépresseur profond du rayon de nageoire ; ep : épiderme ; Er : muscle érecteur profond du rayon de nageoire ; Fped : m. flexeur profond externe dorsal ; Fpev : m. flexeur profond externe ventral ; Fpid : m. flexeur profond interne dorsal ; Fpiv : m. flexeur profond interne ventral ; FscC : fibres sous-cutanées du pédoncule caudal (fragment coupé) ; Fsd : m. flexeur superficiel dorsal ; Fsv : m. flexeur superficiel ventral ; IsA : m. inclinateurs superficiels de la nageoire anale ; IsD : m. inclinateurs superficiels de la nageoire dorsale ; L, L' : cônes myotomiques médians du grand muscle latéral ; mm : derniers myotomes médians ; mR : muscles radiaires des rayons de la nageoire caudale ; mysp : myoseptes ; ND : nageoire dorsale ; Ne : neurépine ; oe : organes électriques ; Pj : plaque médiane de jonction des baguettes de Gemminger ; Pr : ptérygophore du rayon de nageoire ; Pxm : m. proximal ; V1, V2, V3 : cônes myotomiques ventraux du grand muscle latéral.

Les organes électriques résultent d'une transformation particulière des grands muscles latéraux du pédoncule caudal dans leur couche profonde et la présence de ces masses, devenues indépendantes et séparées du reste de la musculature, a entraîné une réduction extrême de la couche superficielle des myotomes. Dans toute la zone des organes électriques, l'ensemble des cônes L et L', D1 et V1, D2 et V2 est réduit à l'état de tendons superficiels, marquant la survivance des seuls myoseptes, alors que les fibres qu'ils délimitaient se sont

transformées en éléments de pile électrique ; ces tendons assurent l'unique liaison avec les Flexeurs de la caudale, qui dérivent de ces différents cônes. Mais, dans les parties externes du pédoncule, dorsalement et ventralement, existent les cônes D3 et V3, dont les fibres se dirigent vers l'arrière. Il est rare de rencontrer ces cônes bien développés, en particulier V3, indiscernable chez la plupart des Poissons. V3 ne peut du reste être observé que dans une partie restreinte du corps, très en arrière de l'anus, car la présence de la cavité viscérale entraîne un changement profond dans l'emboîtement des cônes de V1 et V2 qui méritent à partir de cette région le nom d'Obliques, dorsal et ventral, et qui montrent souvent une tendance à se chevaucher ; cette disposition détermine la disparition du dernier cône dirigé vers l'arrière, c'est-à-dire de V3. Chez les Mormyrides, la longueur du pédoncule caudal permet l'existence effective de ce troisième groupe de cônes, aussi bien dans la région médio-dorsale que médio-ventrale. Il en résulte que ces cônes D3 et V3, plus indépendants que le reste du grand muscle latéral, s'amenuisent sans disparaître au niveau des derniers rayons des nageoires dorsale et anale, et au lieu d'être réduits à l'état de tendons plats comme les cônes centraux, se fixent à l'extrémité de la double baguette de Gemminger ; ce sont donc ces baguettes jumelles qui assurent la liaison entre les cônes myotomiques D3 et les Flexeurs profonds externes dorsaux et entre les cônes V3 et les Flexeurs profonds externes ventraux ; ces Flexeurs agissent respectivement sur les premiers et les derniers rayons de la nageoire caudale. L'existence de cette liaison entre les cônes et les baguettes permet d'envisager l'hypothèse que ces formations osseuses si particulières représenteraient peut-être l'ossification d'un prolongement tendineux des cônes D3 et V3, ayant gardé les positions et les rôles des myotomes dont elles dériveraient. Cette transformation d'une extrémité tendineuse d'un faisceau des grands muscles latéraux en une tige osseuse se rencontre chez d'autres Poissons : par exemple, on observe ce durcissement chez *Gonorhynchus*, où la fixa-

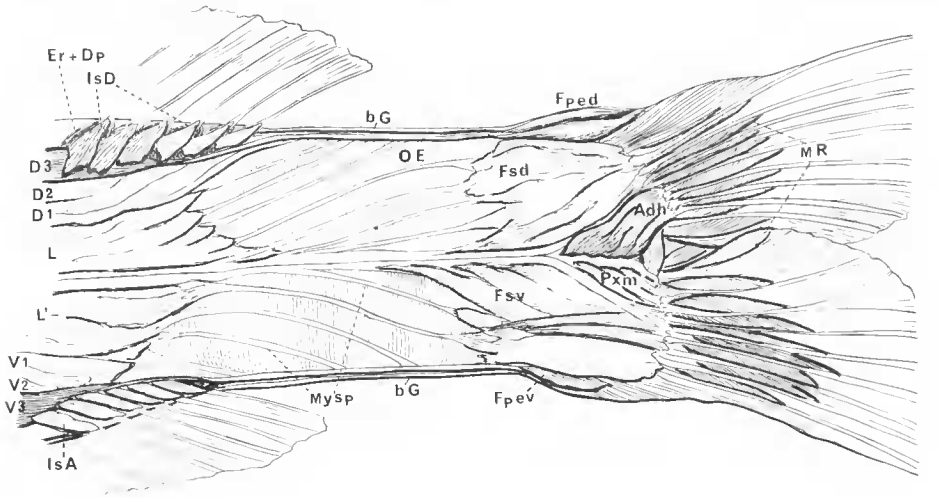

Fig. 2. — Pédoncule caudal de *Brienomyrus* (*Brevimyrus*) *niger* (Günther) (= *Gnathonemus niger* Günther). Couche superficielle. (*Abréviations : voir légende de la figure 1.*)

tion de l'Oblique dorsal V1 au crâne est assurée par des tendons ossifiés, improprement appelés côtes crâniales. Il est donc possible que l'on soit en présence chez les Mormyres d'un phénomène comparable à l'autre extrémité des grands muscles latéraux.

D'autre part les baguettes jumelées de Gemminger occupent dans le pédoncule caudal des Mormyres la position exacte des muscles Supra- et Infra-carénaux dans celui des autres Poissons. La baguette carénale dorsale prend naissance au niveau du Flexeur dorsal externe, elle se continue le long du pédoncule caudal directement sous la peau à laquelle elle est reliée par des fibres obliques sous-cutanées ; juste en arrière de la fin de la nageoire impaire, ces osselets sont réunis et soudés par une petite plaque triangulaire, en liaison étroite avec le dernier ptérygophore et se juxtaposant par dessous avec l'extrémité élargie en pelle de la neurépine ; puis la baguette s'éloigne de sa jumelle en formant une sorte de fourche,

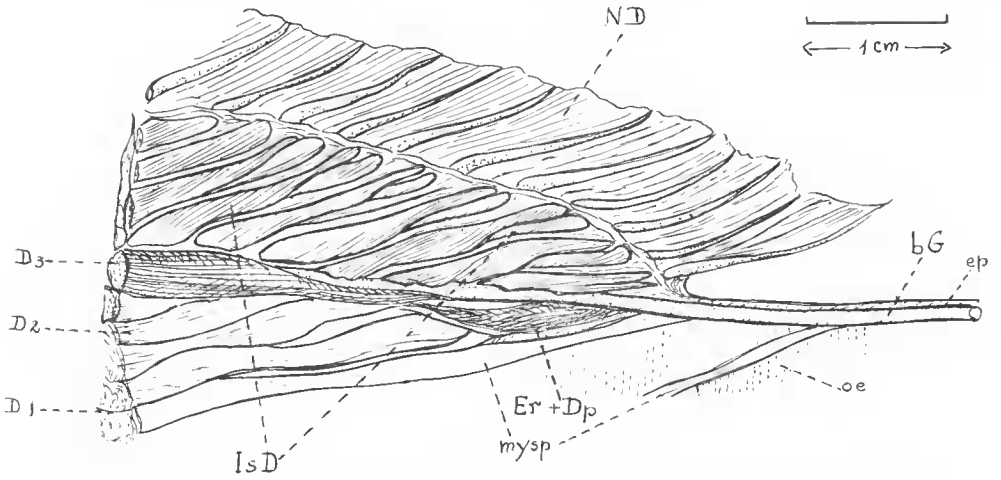

Fig. 3. — Partie postérieure de la nageoire dorsale de *Mormyrus rume* Cuv. Val. montrant la fixation des derniers inclinateurs superficiels sur les baguettes carénales. (*Abréviations : voir légende de la figure 1.*)

passe sous les Inclinateurs superficiels de la nageoire dorsale, en servant de point d'insertion aux faisceaux internes des trois derniers de ces muscles, les faisceaux externes la recouvrant au contraire sans s'y fixer. La baguette sépare le plan des Inclinateurs de celui du complexe profond Érecteur + Dépresseur, dont les éléments successifs se rangent les uns derrière les autres sous l'osselet sans s'y insérer en aucun point. Les Inclinateurs placés plus en avant ne peuvent parvenir jusqu'à la baguette, car elle s'est enfoncée progressivement dans D3 où elle se termine : les dernières fibres de D3 viennent se fixer sur la plaque de liaison de la fourche. La même disposition se retrouve en ligne médio-ventrale où l'osselet de Gemminger relie le Flexeur ventral profond externe au cône V3 en servant d'insertion au dernier élément des Inclinateurs de l'anale chez *Mormyrops deliciosus* et *Brienomyrus niger*. Mais chez *Mormyrus rume* les baguettes de Gemminger s'arrêtent bien avant d'atteindre l'extrémité de la nageoire anale, ainsi que l'a décrit L. Taverne (1972) ; cette disposition évoque celle que l'on rencontre parfois chez certains Poissons où les faisceaux

renflés des muscles Infra-carénaux ne se rattachent au dernier rayon de l'anale que par un mince prolongement tendineux (Lophiidae).

Le dédoublement des Inclinateurs superficiels des nageoires impaires et l'insertion de leurs derniers éléments sur les osselets constituent une disposition exceptionnelle car, en général, ces formations motrices se fixent seulement à la couche aponévrétique entourant le grand muscle latéral. Comme il semble que les muscles Carénaux et les Inclinateurs superficiels des nageoires impaires aient une origine commune et représentent les différents dérivés

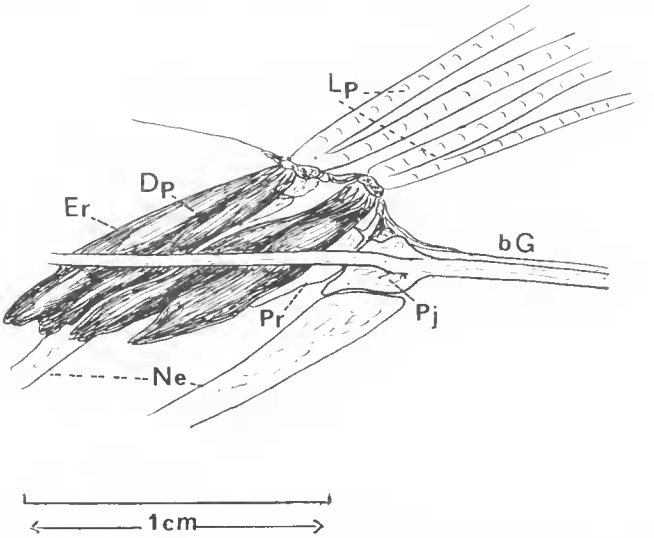

Fig. 4. — Partie postérieure de la nageoire dorsale de *Mormyrus rume* Cuv. Val. montrant le complexe profond Érecteur + Dépresseur, ainsi que la plaque ptérygophorienne de jonction des baguettes de Gemminger.

(*Abréviations : voir légende de la figure 1.*)

de la nageoire sagittale des Poissons primitifs ou des formes larvaires, le remplacement des Carénaux du pédoncule caudal par les os de Gemminger indiquerait peut-être que ces baguettes découlent elles aussi de ce système sagittal. En effet, les osselets occupent la place topographique exacte des muscles Infra- et Supra-carénaux postérieurs dont on ne trouve aucune trace ; ces muscles manquent, en effet, totalement dans le pédoncule caudal des Mormyrides, fait exceptionnel chez les Poissons où ils se rencontrent toujours, au moins à l'état de tendons.

D'autre part, il ne faut pas oublier la notion d'une origine lépidotrichienne énoncée par L. Taverne. Ce savant, dans ses remarquables travaux consacrés à l'ostéologie des Mormyriformes, a étudié particulièrement l'origine et le rôle des osselets de Gemminger (1971). L'étude de *Gymnarchus niloticus*, où l'enfoncement du dernier rayon de la dorsale dans la musculature du pédoncule caudal montre deux lépidotriches peu développés en état « protogemmingérien », lui fait attribuer une origine lépidotrichienne aux baguettes elles-mêmes. La plaquette de jonction dériverait directement du ptérygophore de ce rayon transformé. Nous suivons complètement L. Taverne dans cette notion d'une double origine pour cet étrange appareil : la plaque centrale de jonction proviendrait d'un ptérygo-

phore d'un rayon disparu et serait restée en place, ce qui explique la liaison intime de cette plaque avec le ptérygophore du dernier rayon effectif de la dorsale, et ainsi que l'a défini L. Taverne, elle serait de nature enchondrale.

Mais il est possible que les baguettes elles-mêmes ne soient pas uniquement d'origine osseuse et que la transformation d'un lépidotriche englobé dans la musculature ne soit pas la cause unique de cette formation. En effet, les baguettes dépassent en avant le niveau de la plaque de jonction ptérygophorienne sur une longueur notable et se terminent au milieu de D3. Or les lépidotriches ne sont jamais en rapport direct avec les grands muscles latéraux, alors que ceux-ci se placent normalement entre le complexe profond Érecteur + Dépresseur des rayons de nageoire et la couche superficielle des Inclinateurs, position qu'occupent les parties terminales des baguettes après la fourche. D'autre part, dans deux des familles des Mormyriformes, d'après les travaux de L. Taverne, les baguettes de Gemminger n'atteignent pas le niveau de l'arrière de la nageoire, tantôt dorsalement (*Hyperopisus*), tantôt ventralement (*Mormyrus*, ainsi que nous l'avons signalé au début de cette étude). La naissance de ces osselets au niveau des Flexeurs profonds et leur liaison tendineuse avec la fin de la nageoire impaire suggèrent une origine carénale, que complèterait du reste fort bien les éléments des lépidotriches transformés, formés également dans les tissus de l'archaïque nageoire sagittale. Il est donc très possible que ces baguettes de Gemminger se réclament en fait d'une triple origine : éléments osseux dermiques du dernier lépidotriche transformé (Taverne, 1971), ossification en place des Supra-carénaux postérieurs et des Infra-carénaux et, enfin, fixation tendineuse ossifiée des derniers myotomes de D3 ou de V3. Cette fusion complexe ostéo-myologique rendrait peut-être compte de la forme très particulière de cet appareil à longues baguettes, d'abord parallèles, qui s'écartent ensuite en une fourche aux branches également longues. Il aurait réalisé dans ce cas l'union entre deux systèmes d'origine différente, d'une part le domaine somatique avec un fragment du grand muscle latéral, d'autre part la région des nageoires impaires entre lesquelles les Carénaux assurent la liaison.

Les osselets de Gemminger sont extérieurs aux sacs aponévrétiques contenant les organes électriques ; toutefois, la fixation intime de ces poches sur le septum médian forme entre les baguettes une zone résistante dont il est difficile de les détacher ; c'est sur cette enveloppe dure que viennent se fixer les extrémités triangulaires des tendons superficiels résultant de l'amenuisement total de D1 et V1, D2 et V2. Ils s'insèrent sur le septum médian, latéralement aux extrémités des apophyses vertébrales, et semblent à première vue liés aux baguettes carénales, mais en fait ils passent dessous sans s'y fixer. Seuls les tendons centraux, issus de L et L′, suivent la ligne latérale et viennent d'insérer aux extrémités des Flexeurs superficiels dorsal et ventral et même, pour certains tendons, directement sur la base des rayons de la caudale dans la partie centrale de cette nageoire, encadrant en Y le muscle Adducteur hypochordal. Ce triangle délimite ventralement un muscle à plusieurs faisceaux, jouant le rôle symétrique à celui de l'hypochordal et dérivé sans doute du muscle Proximal. L'ensemble de ces deux muscles, Adducteur hypochordal et Proximal médian, et des tendons qui les encadrent sert de moteur aux douze rayons centraux de la caudale.

Les muscles moteurs de la caudale constituent deux couches superposées : les Flexeurs superficiels dorsal et ventral semblent représenter les agents principaux des mouvements d'ondulation et de battements latéraux ; ils forment deux masses assez symétriques de chaque côté de l'Y tendineux médian et complètent l'action de l'Adducteur hypochordal

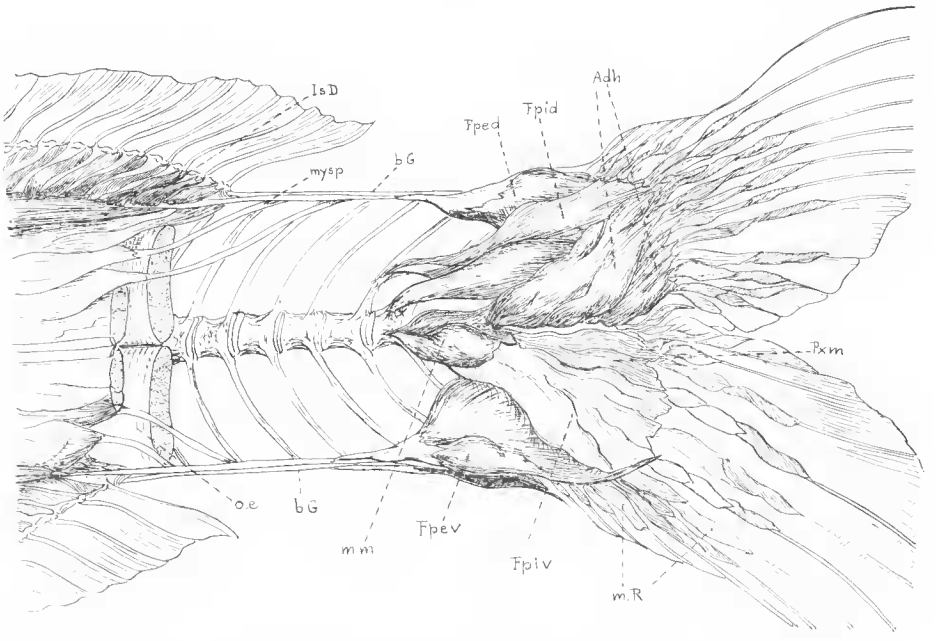

Fig. 5. — Pédoncule caudal de *Mormyrops deliciosus* (Leach). Couche profonde.
(*Abréviations : voir légende de la figure 1.*)

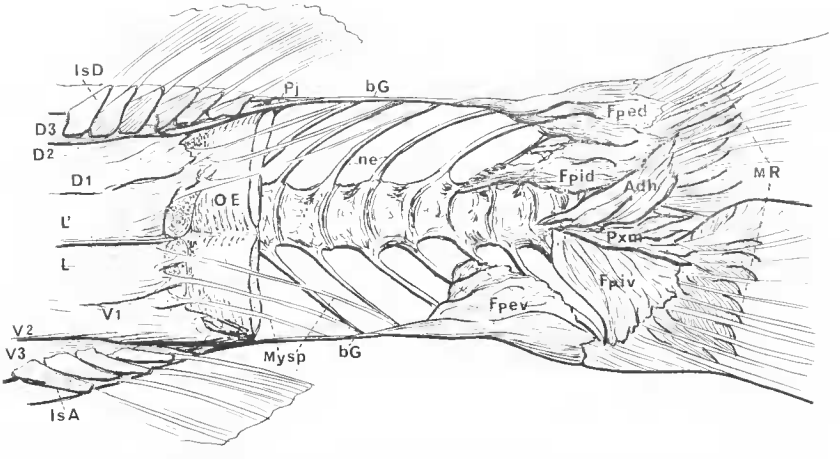

Fig. 6. — Pédoncule caudal de *Brienomyrus* (*Brevimyrus*) *niger* (Günther) (= *Gnathonemus miger* Günther). Couche profonde.
(*Abréviations : voir légende de la figure 1.*)

et du Proximal médian en agissant sur le reste des rayons. Ils bénéficient de l'appui et de la traction des tendons issus de L et L', mais ne peuvent sans doute réaliser que des mouvements intéressant la nageoire seule, le pédoncule caudal étant maintenu rigide par les baguettes de Gemminger.

La couche profonde ne recouvre qu'une zone assez restreinte, ne dépassant pas en avant le niveau de l'avant-dernière vertèbre. Les Flexeurs profonds internes dorsal et ventral sont relativement peu développés, en couche mince, et ne doivent avoir qu'un rôle assez restreint dans les mouvements de la queue. Toutefois, en zone médiane chez *Mormyrus* et *Mormyrops*, au-dessus de l'avant-dernière vertèbre, un faisceau indépendant d'origine myotomique forme une sorte de proue biseautée entre les terminaisons arrondies des organes électriques ; ce fragment représente sans doute l'ultime survivance du dernier cône de l'Y resté en place. Il semble en liaison avec le muscle Proximal médian et passe légèrement sous la base du début de l'Adducteur hypochordal ; il aiderait donc à mouvoir les rayons centraux de la nageoire caudale. Cette formation ne se rencontre pas chez *Brienomyrus* (*B.*) *niger*.

Les rayons externes de la caudale sont épanouis en éventail pour le freinage ou la nage en godille par les Flexeurs profonds externes dorsal et ventral, aux reliefs épais et solides, tirés en avant par les baguettes carénales, obéissant elles-mêmes dorsalement à D3 depuis sa fixation sur l'occipital et ventralement à V3 et à l'Oblique ventral.

Il faut noter chez les Mormyrides l'extraordinaire développement des muscles radiaires de la nageoire caudale ; leurs faisceaux remontent très haut le long des rayons et présentent chacun plusieurs éléments en opposition oblique, tordus en torons de corde. Cette complexité des muscles Radiaires rappelle la division en deux faisceaux des Inclinateurs superficiels des nageoires dorsale et anale et leur formation en torons évoque la disposition habituelle des muscles Carénaux. Ce développement inattendu de la musculature propre à la nageoire caudale elle-même doit, sans doute, résulter de la déficience partielle des myotomes et de la nécessité d'assurer tous les mouvements de nage avec des muscles pratiquement séparés du reste du corps et ne pouvant occuper qu'un domaine relativement restreint par suite de la présence de l'énorme masse des organes électriques. On peut rattacher à cette exigence fonctionnelle l'existence d'une tunique sous-cutanée à fibres croisées, tirant directement sur chacun des rayons de la queue et favorisant ainsi les battements latéraux ; cette tunique fait partie de l'ensemble de l'épiderme et permet la continuité de la propagation du mouvement le long du corps, malgré l'interruption subie par le grand muscle latéral.

Comme l'a déjà si bien démontré L. Taverne, et l'étude myologique renforce ses conclusions ostéologiques, le rôle des baguettes carénales de Gemminger chez les Mormyriformes est complexe, ce qui résulte peut-être de la pluralité de leur origine : elles assurent la rigidité du pédoncule caudal, protégeant les organes électriques fragiles et faciles à briser ; elles forment un relai osseux dans la transmission des mouvements de l'ensemble du corps jusqu'au gouvernail de nage ; et peut-être empêchent-elles même l'énergie électrique stockée de se décharger sans raison dans le milieu ambiant, en constituant une zone isolante.

De plus, la séparation des grands muscles latéraux, éloignés des Flexeurs avec lesquels ils restent cependant en liaison par leurs tendons, illustre d'une manière frappante le stade de l'acquisition de l'indépendance des muscles de la nageoire caudale chez des Poissons appartenant encore aux Téléostéens archaïques.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Erdl, M. P., 1847. — Beschreibung des Skeletes von *Gymnarchus niloticus*, nebst Vergleichung mit Skeleten form verwandter Fische. *Abh. math. phys. K. Bayer. Akad. Wiss.*, **5** (1) : 209-252, 5 pl.

Gemminger, M., 1847. — Elektrisches Organ von *Mormyrus oxyrhynchus*, etc. — Dissert. Inaug. München.

Grenholm, A., 1923. — Studien über die Flossenmuskulatur der Teleostier. Inaug. Dissert. Uppsala Univ. Arsskr. Matem. Naturvet. 2. Uppsala, **9** : 1-296, 168 fig.

Hyrtl, J., 1856. — Anatomische Mittheilungen über *Mormyrus* und *Gymnarchus*. *Denkschr. Akad. Wiss., Wien.* Math-nat., **12** (1), 23 p., 6 fig.

Marcusen, J., 1864. — Die Familie der Mormyren. Eine anatomisch-zoologische Abhandlung. *Zap. imp. Akad. Nauk*, S.-Peterburg, sér. 7, **7** (4) : 1-162, 5 pl., 3 fig.

Taverne, L., 1968. — Ostéologie du genre *Gnathonemus* Gill *sensu stricto* (*Gnathonemus Petersii* (Gthr) et espèces voisines) (Pisces Mormyriformes). *Annls Mus. r. Afr. cent.*, Tervuren, sér. in-8°, Sci. zool., (170) : 1-91, 4 pl., 44 fig.

— 1968. — Ostéologie du genre *Campylomormyrus* Bleeker (Pisces Mormyriformes). *Annls Soc. r. zool. Belg.*, **98** (3) : 147-188, 19 fig., 1 pl.

— 1969. — Étude ostéologique des genres *Boulengeromyrus* Taverne et Gery, *Genyomyrus* Boulenger, *Petrocephalus* Marcusen (Pisces Mormyriformes). *Annls Mus. r. Afr. cent.*, Tervuren, sér. in-8°, Zool., (174), 85 p., 46 fig., 2 pl.

— 1970. — Note sur l'ostéologie du genre *Gymnarchus* Cuvier (Pisces Mormyriformes). *Bull. Acad. r. Belg. Cl. Sci.*, 5e sér., **56** : 63-78, 5 fig.

— 1971. — Les os gemmingeriens des Mormyridae, leur rôle et leur origine. *Revue Zool. Bot. afr.*, **83** (1-2) : 111-114, 2 fig.

— 1971. — Ostéologie des genres *Marcusenius* Gill, *Hippopotamyrus* Pappenheim, *Cyphomyrus* Myers, *Pollimyrus* Taverne et *Brienomyrus* Taverne (Pisces Mormyriformes). *Annls Mus. r. Afr. cent.* Tervuren, sér. in-8°, Zool., (188) : 1-144, 80 fig., 3 pl.

— 1972. — Ostéologie des genres *Mormyrus* Linné, *Mormyrops* Müller, *Hyperopisus* Gill, *Isichthys* Gill, *Myomyrus* Boulenger, *Stomatorhinus* Boulenger et *Gymnarchus* Cuvier. Considérations générales sur la systématique des Poissons de l'ordre des Mormyriformes. *Annls Mus. r. Afr. cent.*, Tervuren, sér. in-8°, Zool., (200) : 1-194, 116 fig., 2 pl.

Manuscrit déposé le 22 mars 1974.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., n° 295, mars-avril 1975, Zoologie 205 : 429-437.

Achevé d'imprimer le 19 juillet 1975.